Caldasia 26(2) 2004: 359-380

DIVERSIDAD DE EPÍFITAS VASCULARES EN CUATRO BOSQUES DEL SECTOR SURORIENTAL DE LA SERRANÍA DE CHIRIBIQUETE, GUAYANA COLOMBIANA

Diversity of vascular epiphytes in four forests of Southeastern region of the Serranía de Chiribiquete, Colombian Guayana

RAFAEL ARÉVALO
Laboratorio de Botánica y Sistemática, Universidad de Los Andes, Apartado 4976, Bogotá, Colombia. cayaponia@yahoo.com

JULIO BETANCUR
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia. jcbetancurb@unal.edu.co

RESUMEN

Estudiamos la composición y la diversidad de epífitas vasculares en cuatro tipos de bosque de la cuenca de Puerto Abeja, región sur oriental del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Guayana colombiana. Los bosques estudiados se denominaron Tierra firme (TF), Rebalse (R), Transición (T) y Varillar (V). En cada tipo de bosque se muestreó un área de 500 m^2 en la que se censaron todas las epífitas presentes en forofitos con DAP $\geq$ 2,5 cm. Se registraron 1110 árboles, de los cuales sólo 406 albergaban epífitas. La proporción de forofitos fue mayor en los bosques TF y R. Se encontraron 2015 individuos de epífitas vasculares (879 en R, 514 en TF, 405 en T y 217 en V) pertenecientes a 183 especies, 71 géneros y 27 familias (157 especies y 20 familias son angiospermas y las restantes pteridófitas). Los bosques R y TF fueron los más ricos en especies (con 100 y 94 especies, respectivamente), mientras que V fue el más pobre (con 30 especies). En los bosques T y V, 1–2 especies presentaron valores de densidad relativa muy altos respecto a las otras, mientras que en R y TF ninguna especie se caracterizó por su marcada abundancia. Las familias con más especies en R y TF fueron Araceae y Orchidaceae, mientras que en T y V fue Orchidaceae. Por otro lado, Orchidaceae y Dryopteridaceae siempre estuvieron entre las familias más importantes (con mayor VIF) en todos los bosques, mientras que Araceae, Bromeliaceae, Clusiaceae, Grammitidaceae, Hymenophyllaceae y Polypodiaceae tuvieron una importancia significativa sólo en algunos de los bosques. Según los coeficientes de similitud basados en presencia/ausencia de especies y en abundancia de las mismas, los bosques con mayor similitud florística fueron R y TF, mientras que V se comportó como una unidad diferente y T no se diferenció significativamente de los demás. De todas las especies de epífitas encontradas, 117 (63,2%) estuvieron presentes en sólo uno de los bosques, mientras que 68 (36,8%) en dos o más bosques.

Palabras clave. Amazonia, Chiribiquete, Colombia, Diversidad, Epífitas vasculares, Guayana occidental.

ABSTRACT

The composition and diversity of vascular epiphytes was studied in four types of forests at the Puerto Abeja river basin, in the southeast region of the Chiribiquete National Natural Park, Colombian Guayana. The forests are named as: riparian or periodically flooded forest (R), upland forest (TF), transitional forest (T), and "Varillar" (V). In 500 m^2 of each forest type, vascular epiphytes were screened in all phorophytes with a DBH $\geq$ 2,5 cm. Of the 1110 trees found, 406 of them harbour epiphytes, with the greater proportion of phorophytes in TF and R. A total of 2015 individual vascular epiphytes were recorded (879 in R, 514 in TF, 405 in T and 217 in V), that included 183 species, 71 genera and 27 families (157 species and 20 families of angiosperms and 25 species and seven families of pteridiohytes). R and TF were the most specious (with 100 and 94 species respectively), while V was the poorest (with just 30 species). T and V exhibited 1–2 species with exceeding relative density values, while in R and TF none of the species had a distinct abundance. The Orchidaceae and Dryopteridaceae families were always part of the most important families (FIV) in all the forests; while families like Araceae, Bromeliaceae, Clusiacae, Grammitidaceae, Hymenophyllaceae, and Polypodiaceae, had an important significance in some of them. In R and TF the most specious families were Araceae and Orchidaceae, with the latter also being the most specious in T and V. According to similarity coefficients based on presence/absence and abundance of species, R and TF presented the highest similarity, while V was differentiated from them, and T could not be distinguished significantly from the others. Of all the epiphyte species, 68 (36,8%) were found in two or more forests and 117 (63,2%) in only one of them.

Key words. Amazonia, Chiribiquete, Colombia, Diversity, Vascular Epiphytes, West Guayana.

INTRODUCCIÓN

Las epífitas vasculares son componentes significativos de los bosques tropicales, tanto por el número de especies como por la biomasa que acumulan (Gentry & Dodson 1987, Benzing 1990, Nieder *et al*. 2001). Las especies epífitas pueden llegar a contribuir hasta con el 25% del total de especies de plantas vasculares muestreadas en un bosque tropical húmedo y representar hasta la mitad de los individuos muestreados (Wolf 1994). Entre los bosques húmedos tropicales, los situados en el neotrópico son los más ricos en especies de epífitas (Richards 1996, Gentry & Dodson 1987, Galeano *et al.* 1998). Se sabe que hay muchas más especies de epífitas vasculares en el neotrópico que en cualquier otro lugar del planeta y que su diversificación se manifiesta más fuertemente hacia el noroccidente de Suramérica y el sur de Centroamérica (Gentry & Dodson 1987).

La cuenca amazónica, en su extremo más noroccidental, incluye algunas formaciones rocosas pertenecientes al Escudo Guayanés. Actualmente se considera a estas formaciones como parte de la gran región fitogeográfica de la Guayana, dentro de la cual se encuentra la provincia de la Guayana Occidental. Esta provincia abarca parte del territorio colombiano, dentro del cual está el distrito Araracuara (Berry *et al*. 1995). A este distrito pertenecen varías formaciones rocosas aisladas de la Amazonia colombiana, como lo son la Serranía de Chiribiquete, entre otras. A pesar de que se conocen algunos estudios florísticos para Chiribiquete (Estrada &

Fuertes 1993, Rangel *et al*. 1995, Cortés-B. & Franco-R. 1997, Cortés-B. *et al*. 1998, Peñuela & von Hildebrand 1999), ésta región sigue siendo una de las menos conocidas de Colombia, para la cual, además, no existen estudios dirigidos a conocer la composición y estructura de las comunidades de epífitas vasculares.

La distribución espacial de las epífitas en un ecosistema varía horizontal y verticalmente. Su distribución horizontal puede variar entre bosques y entre las especies de árboles hospederos, mientras que su distribución vertical puede variar a diferentes alturas de un mismo árbol (ter Steege & Cornelissen 1989). Las epífitas tienden a crecer consistentemente dentro de ciertos rangos de altura vertical, relacionados con diferentes variables críticas para su establecimiento y desarrollo (Todzia 1986, ter Steege & Cornelissen 1989, Wolf 1994, Benzing 1995). La distribución de las epífitas dentro de los bosques y dentro de un mismo árbol está determinada por variables microclimáticas, como la humedad (Leimbeck & Balslev 2001) y la intensidad lumínica (ter Steege & Cornelissen 1989), entre otras, así como por las características de los forofitos (Kernan & Fowler 1995, Freiberg 1996, Heitz 1997), de los sustratos (Callaway *et al.* 2002, Zotz & Vollrath 2003) y los síndromes de dispersión de las especies (Gentry & Dodson 1987).

La información sobre epífitas que se conoce para el territorio colombiano es principalmente derivada de inventarios florísticos. Sin embargo, se han realizado unos pocos estudios con énfasis en la riqueza y la distribución de epífitas vasculares y no vasculares en diferentes regiones del país (Sugden & Robins1979, Serna 1994, Wolf 1995, VanDunné 2001, Vasco 2002, Isaza *et al.* 2004). Este trabajo se dirige a conocer las diferencias en la composición florística de las epífitas vasculares presentes en diferentes formaciones boscosas de la cuenca de Puerto Abeja, ubicada en el sector sur oriental del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se llevó a cabo en la Estación de Investigación Puerto Abeja, de la Fundación Puerto Rastrojo, localizada en la región sur oriental del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Guayana colombiana. El PNN Chiribiquete está localizado entre los departamentos de Caquetá y Guaviare y cuenta con una extensión de 1.280.000 ha, constituyéndose en la unidad de conservación más grande del Sistema de Parques Nacionales Naturales colombianos (Peñuela & von Hildebrand 1999).

La estación se encuentra en la cuenca de la quebrada Puerto Abeja, a orillas del río Mesay, afluente del río Yarí (72° 26' 48'' O, 0° 04' 16'' N). La cuenca se extiende desde la orilla del río Mesay hasta la cima de un afloramiento rocoso, entre 250 y 330 m de altitud, y tiene una extensión aproximada de 300 ha. La región se encuentra dentro de la zona climática ecuatorial calurosa y húmeda, en donde las variaciones de temperatura, precipitación y humedad durante el año son pequeñas. Datos recolectados en la estación durante los años 1998 a 2002 señalan que la temperatura promedio mensual osciló entre 25 y 28 °C, la precipitación media anual entre 3100 y 3876 mm y la humedad relativa entre 86 y 87%, con la época de máxima precipitación entre los meses de junio y julio y la de menor precipitación entre los meses de diciembre y enero (Peñuela & von Hildebrand 1999).

Para la cuenca de Puerto Abeja, Phillips y von Hildebrand (ined.) establecieron cuatro unidades fisionómicas de vegetación que hemos denominado como: 1) bosque de Rebalse (R), 2) bosque de Tierra Firme (TF), 3) bosque de Transición (T)y 4) bosque de

Varillar (V). Teniendo en cuenta solamente el componente arbóreo con un Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) mayor o igual a 10 cm, en unidades muestrales de 0,1 ha (Phillips & von Hildebrand, ined.), las características de cada uno de estos bosques son las siguientes:

1. Bosque de Rebalse. Es estacionalmente inundable y crece únicamente sobre el plano inundable del río Mesay. Este bosque presenta 21–41 especies, 68–100 individuos y un área basal de 2,1–5,1 m^2 por 0,1 ha. Por otra parte, en el bosque hay predominio de especies pertenecientes a las familias Lecythidaceae, Sapotaceae, Fabaceae y Chrysobalanaceae.

2. Bosque de Tierra Firme. Es un poco más diverso que el anterior, pero estructuralmente similar. Este bosque contiene 23–61 especies, 68–107 individuos y un área basal de 2,1–6,2 m^2 por 0,1 ha. El bosque tiene predominio de especies pertenecientes a las familias Fabaceae, Sapotaceae, Myristicaceae, Vochysiaceae y Euphorbiaceae. En los bosques de Rebalse y Tierra Firme se pueden encontrar hasta ocho individuos que superan los 50 cm de DAP y hasta 5 emergentes con alturas mayores a 30 m en 0,1 ha.

3. Bosque de transición. Se presenta únicamente sobre los coluvios altos de las colinas. Este bosque tiene 21–30 especies, 56–107 individuos y un área basal de 1,4–5,8 m^2 por 0,1 ha. Dominan especies pertenecientes a las familias Fabaceae, Euphorbiaceae, Sapotaceae, Rubiaceae y Lauraceae. La altura máxima del dosel no alcanza los 30 m y se pueden encontrar hasta ocho individuos con DAP $\geq$ 50 cm en 0,1 ha.

4. Bosque de Varillar. Son bosques que están sobre las cimas de los afloramientos rocosos y son los menos altos y menos ricos en especies dentro del área de estudio. Estos bosques son “ralos”, tienen 1–11 especies y hasta 22 individuos en 0,1 ha. La mayoría de los árboles son delgados y de porte pequeño, con alturas que no superan los 10 m y con predominio de árboles y arbustos pertenecientes a las familias Tepuianthaceae (*Tepuianthus colombianus*), Flacourtiaceae y Asteraceae (*Gongylolepis martiana*).

Muestreo. El muestreo se realizó entre enero y junio del año 2002. Se muestreó un área de 500 m^2 en cada uno de los tipos de bosques descritos anteriormente, mediante parcelas, cuyo número y tamaño varió dependiendo de las características de cada bosque. Así, en TF y R se establecieron dos parcelas de 50 x 5 m en cada bosque, mientras que en T y V se establecieron dos parcelas de 20 x 5 y dos de 30 x 5 m en cada bosque. Las parcelas se designaron aleatoriamente y se orientaron en dirección norte-sur.

En cada parcela se censaron todos los árboles con DAP mayor o igual a 2,5 cm (aproximadamente a 1,3 m del suelo) y se marcaron todos aquellos que hospedaban epífitas vasculares (forofitos). Posteriormente, accediendo directamente al dosel, se censaron todas las epífitas vasculares presentes en cada forofito, cada una de las cuales se recolectó, numeró e identificó.

Los especímenes recolectados fueron depositados en el Herbario Nacional Colombiano (COL) y en el Herbario Amazónico Colombiano (COAH). Para catalogar las angiospermas se utilizó el sistema de clasificación de Cronquist (1981). Para los pteridófitos se siguió el sistema de Kramer & Green con las modificaciones presentadas en la Flora de la Guayana Venezolana (Smith 1995), en las que las familias Lomariopsidaceae (*Elaphoglossum*) y Oleandraceae (*Oleandra*) se incluyen dentro de Dryopteridaceae.

Análisis de los datos. Para cada bosque se calculó la densidad relativa de las especies (Mueller-Dombois & Ellemberg 1974) y el

valor de importancia de cada familia, teniendo en cuenta la densidad y la diversidad relativas (modificado de Mori & Boom 1983). Para evaluar si existían diferencias significativas en los promedios de riqueza (especies por familia) y abundancia (individuos por especie) entre los cuatro bosques se empleó la prueba de Kruskal-Wallis, utilizando el software SPSS 10.0 para Windows y considerando como significativos los valores de $P < 0,05$.

Con el fin de determinar la diversidad de epífitas en cada bosque se calcularon los índices de diversidad de Simpson, Shannon-Wiener (Krebs 1998) y el Alpha de Fisher (Fisher *et al.* 1943, Condit *et al*. 1996).

Para cuantificar la similitud florística cualitativa entre los cuatro bosques se emplearon los coeficientes de similitud de Jaccard y Sorensen, los cuales están basados en la presencia/ ausencia de especies (Krebs 1998). Para analizar las relaciones entre las cuatro unidades de paisaje con respecto a la composición de epífitas vasculares, se realizó un análisis de correspondencia linearizado (DCA, Hill 1979), utilizando el programa CANOCO versión 4 (ter Braak & Smilauer 1998). También se calculó la similitud florística cuantitativa entre los bosques empleando el índice de Morisita, basado en la abundancia relativa de las especies (Krebs 1998), para posteriormente realizar un análisis de agrupamiento jerárquico (UPGMA) con el programa PAST (Hammer *et al.* 2001).

RESULTADOS

Forofitos. En los cuatro bosques muestreados se encontraron 1110 árboles con DAP $\geq$ 2,5 cm, de los cuales sólo 406 albergaban epífitas (forofitos). Aunque el número de árboles fue mucho mayor en el Varillar que en cualquiera de los otros bosques, el número de forofitos no varió tan drásticamente entre ellos. Así, la proporción de forofitos fue mayor en los bosques de Rebalse y Tierra Firme y mucho menor en el Varillar (Tabla 1).

Las variables estructurales medidas a los forofitos presentaron diferencias significativas entre los cuatro bosques (pruebas de Kruskal-Wallis, N = 406, $Ç^2 = 45,6$, $p<0,001$ para el DAP; $Ç^2 =194,9$, $p<0,001$ para la altura total; y $Ç^2 = 161,6$, $p<0,001$ para la altura de la primera rama). Las pruebas *a posteriori* muestran que los bosques de Rebalse, Tierra Firme y Transición se agrupan y que el bosque de Varillar se diferencia de ellos, con promedios mucho menores para estas variables (Tabla 1).

Los promedios de individuos y especies epífitas por forofito también presentaron diferencias significativas entre los cuatro bosques (prueba de Kruskal-Wallis, N=406, $Ç^2 = 64,7$, $p<0,001$ y $Ç^2 = 88,5$, $p<0,001$, respectivamente). El bosque de Rebalse tuvo los promedios más altos y el Varillar los más bajos (Tabla 1).

Diversidad general. En los cuatro bosques muestreados se registraron 183 especies de epífitas vasculares, distribuidas en 71 géneros y 27 familias. Las angiospermas estuvieron representadas por 20 familias y 157 especies, mientras que los pteridófitos por 7 familias y 25 especies (Anexo 1).

Se registraron 2015 individuos de epífitas vasculares en total. El bosque de Rebalse presentó el mayor número de individuos epífitos en la comunidad, mientras que el menor número lo presentó el bosque de Varillar (Tabla 2). No se encontraron diferencias significativas en el número de individuos por especie entre los bosques estudiados (prueba de Kruskal-Wallis, N=280, $Ç^2=6,8$, $p>0,05$).

Diversidad de especies en los bosques. Los tres índices de diversidad utilizados (Simpson, Shannon-Wiener y ± Fisher) muestran que los bosques de Rebalse y Tierra Firme son los más diversos, mientras que el Varillar es el menos diverso (Tabla 2).

Tabla 1. Número de árboles y forofitos con DAP ≥ 2,5 cm, sus respectivas variables estructurales y los promedios de individuos y epífitas por forofito en cuatro bosques del sector suroriental de la Serranía de Chiribiquete.

	Rebalse	Tierrra Firme	Transición	Varillar
Total de árboles con DAP ≥ 2,5cm	209	207	241	453
Forofitos con DAP ≥ 2,5cm	103	95	90	118
Porcentaje de forofitos	49,28	45,89	37,34	26,05
DAP promedio de forofitos	11,2 ± 10,5	10,8 ± 14,5	10,8 ± 8,7	5,2 ± 2,9
Altura total promedio de forofitos	11,8 ± 5,2	12,6 ± 7,5	11,1 ± 4,8	4,6 ± 1,3
Altura promedio de la primera rama de los forofitos	7,1 ± 4,3	7,9 ± 5,0	6,6 ± 3,9	2,1 ± 1,3
Promedio de individuos epífitos por forofito	8,5 ± 13,4	5,4 ± 11,7	4,5 ± 6,9	1,8 ± 1,8
Promedio de especies epífitas por forofito	5,1 ± 5,5	3,0 ± 4,2	2,5 ± 2,3	1,3 ± 0,7

Tabla 2. Riqueza (**a**), abundancia (**b**) e índices de diversidad (**c**) de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector suroriental de la Serranía de Chiribiquete.

	Rebalse	Tierra Firme	Transición	Varillar
[a] No. familias	21	18	16	10
No. géneros	46	40	32	20
No. especies	100	94	55	30
No. especies / familia	4,8 ± 8,6	5,2 ± 8,6	3,4 ± 5,1	23,0 ± 4,7
[b] No. individuos	879	514	405	217
No. individuos / especie	8,8 ± 11,2	5,4± 7,4	7,4 ± 13,5	7,2 ± 13,2
[c] Simpson	0,97	0,97	0,92	0,86
Shannon-Wiener	3,99	3,92	3,16	2,49
α Fisher	29,05	33,72	17,18	9,44

Los bosques de Rebalse y Tierra Firme presentaron el mayor número de especies, géneros y familias, mientras que el bosque de Varillar presentó los valores mínimos (Tabla 2). Sin embargo, no hubo diferencias significativas en los promedios de especies por familia en cada bosque (prueba de Kruskal-Wallis, N=66, $Ç^2$=1,69, p>0,05).

Por otra parte, los bosques de Transición y Varillar tuvieron una o dos especies con valores de densidad relativa sobresalientes, mientras que en los bosques de Rebalse y Tierra Firme ninguna especie se caracterizó por su marcada abundancia (Tabla 3).

En el bosque de Rebalse las especies más abundantes fueron una Araceae (*Anthurium trinerve*), una Bromeliaceae (*Guzmania brasiliensis*) y una Dryopteridaceae (*Elaphoglossum* cf. *luridum*), cada una con una densidad relativa un poco mayor al 5%. En el bosque de Tierra Firme las especies más abundantes fueron una Dryopteridaceae (*Elaphoglossum* cf. *obovatum*), una Orchidaceae (*Maxillaria crassifolia*) y una Araceae (*Philodendron linnaei*), cada una con una densidad relativa un poco mayor al 5%. Por el contrario, en el bosque de Transición, una sola especie, *Elaphoglossum glabellum* (Dryopteridaceae), presentó cerca del 22% de los individuos epífitos encontrados en el bosque, seguida lejanamente por otras especies de pteridófitos de los géneros *Elaphoglossum* y *Trichomanes* y una especie de Orchidaceae (*Adipe longicornis*). En el bosque de Varillar dos orquídeas (*Encyclia aspera* y *Scaphyglottis amethystina*) presentaron casi el 50% de los individuos epífitos del bosque, seguidas lejanamente por una lorantácea (*Phthirusa stelis*), otra orquídea (*Epidendrum nocturnum*) y una bromelia (*Tillandsia paraensis*) (Tabla 3).

Tabla 3. Especies de epífitas vasculares más abundantes en cuatro bosques del sector suroriental de la Serranía de Chiribiquete.

Especies	No. de individuos	Densidad relativa (%)
Rebalse		
Anthurium trinerve	56	6,37
Guzmania brasiliensis	45	5,12
Elaphoglossum cf. *luridum*	45	5,12
Elaphoglossum styriacum	41	4,66
Codonanthe crassifolia	36	4,10
Clusia amazonica	32	3,64
Tierra Firme		
Elaphoglossum cf. *obovatum*	34	6,61
Maxillaria crassifolia	32	6,23
Philodendron linnaei	28	5,45
Monstera sp.	25	4,86
Heteropsis flexuosa	24	4,67
Microgramma baldwinii	23	4,47
Transición		
Elaphoglossum glabellum	89	21,98
Elaphoglossum tantalinum	32	7,90
Adipe longicornis	26	6,42
Elaphoglossum discolor	24	5,93
Trichomanes cristatum	23	5,68
Trichomanes bicorne	22	5,43
Varillar		
Encyclia aspera	57	26,27
Scaphyglottis amethystina	48	22,12
Phthirusa stelis	19	8,76
Epidendrum nocturnum	16	7,37
Tillandsia paraensis	11	5,07
Maxillaria tarumaensis	9	4,15

Diversidad de familias en los bosques. Orchidaceae siempre estuvo entre las dos familias con más especies en cada uno de los bosques estudiados. La familia Dryopteridaceae, a su vez, estuvo entre las cinco familias con más especies en todos los bosques. Otras familias como Araceae, Bromeliaceae, Clusiaceae, Grammitidaceae, Hymenophyllaceae y Polypodiaceae, a pesar de haberse encontrado en todos los bosques, sobresalieron por su riqueza sólo en dos o tres de los cuatro bosques estudiados (Tabla 4).

Las dos familias más ricas en especies en los bosques de Rebalse y Tierra Firme fueron Araceae, con 33 especies en ambos bosques, y Orchidaceae, con 25 y 22 especies, respectivamente (Tabla 4). Sin embargo, a pesar de que Araceae presentó más especies en los dos bosques, Orchidaceae tuvo más géneros. Esta última, también presentó la mayor cantidad de especies y géneros en los bosques de Transición y Varillar (21 y 16 especies, respectivamente), con muchas más especies que las familias que le siguen en cada uno de estos bosques (Tabla 4).

Tabla 4. Número de especies y géneros de las familias de epífitas vasculares más ricas en cuatro bosques del sector suroriental de la Serranía de Chiribiquete.

Familia	No. de especies	No. de géneros
Rebalse		
Araceae	33	6
Orchidaceae	25	13
Bromeliaceae	10	7
Clusiaceae	8	1
Dryopteridaceae	3	1
Polypodiaceae	3	2
Tierra Firme		
Araceae	33	7
Orchidaceae	23	9
Clusiaceae	7	1
Dryopteridaceae	6	3
Gesneriaceae	4	3
Polypodiaceae	3	2
Transición		
Orchidaceae	21	12
Clusiaceae	7	1
Araceae	6	3
Dryopteridaceae	5	2
Hymenophyllaceae	4	2
Polypodiaceae	2	2
Varillar		
Orchidaceae	16	9
Bromeliaceae	4	3
Dryopteridaceae	2	1
Grammitidaceae	2	1

En los bosques de Rebalse y Tierra Firme las familias Araceae y Orchidaceae fueron las más importantes en la comunidad (con el mayor VIF), mientras que en el bosque de Transición fueron Orchidaceae y Dryopteridaceae y en el Varillar Orchidaceae (con un VIF muy por encima de las que le siguen) (Tabla 5). Cabe anotar que Orchidaceae y Dryopteridaceae fueron importantes en todos los bosques estudiados, encontrándose siempre dentro de las familias con mayor VIF en cada bosque.

Aunque dentro de las familias importantes predominan las monocotiledóneas y los pteridófitos, se destacan también Clusiaceae (en Rebalse, Tierra Firme y Transición) y Loranthaceae (en Varillar). La primera de éstas estuvo representada por varias especies, mientras que la segunda por un número considerable de individuos (Tablas 4 y 5).

Tabla 5. Familias de epífitas vasculares con el mayor valor de importancia (VIF) en cuatro bosques del sector suroriental de la Serranía de Chiribiquete.

Familia	Diversidad Relativa (%)	Densidad relativa (%)	VIF*
Rebalse			
Araceae	33	35,38	68,38
Orchidaceae	25	15,70	40,70
Clusiaceae	8	9,67	17,67
Bromeliaceae	10	7,62	17,62
Dryopteridaceae	3	12,51	15,51
Tierra Firme			
Araceae	35,11	39,11	74,21
Orchidaceae	24,47	24,32	48,79
Dryopteridaceae	6,38	16,34	22,73
Clusiaceae	7,45	3,50	10,95
Polypodiaceae	3,19	5,84	9,03
Transición			
Orchidaceae	38,18	27,90	66,08
Dryopteridaceae	9,09	38,77	47,86
Hymenophyllaceae	7,27	12,59	19,87
Araceae	10,91	6,91	17,82
Clusiaceae	12,73	3,70	16,43
Varillar			
Orchidaceae	53,33	69,12	122,46
Bromeliaceae	13,33	11,52	24,85
Loranthaceae	3,33	8,76	12,09
Dryopteridaceae	6,67	4,15	10,81
Grammitidaceae	6,67	2,76	9,43

La importancia que algunas familias tuvieron solamente en alguno de los bosques se debió a su aporte significativo en la diversidad o densidad relativa (Tablas 4 y 5, Anexo 2). Por ejemplo, la familia Loranthaceae con sólo una especie contribuyó con el 8,8% de los individuos en el Varillar, mientras que su presencia en los otros bosques fue casi nula. De la misma manera, la familia Hymenophyllaceae, con cuatro especies, aportó el 12,6% de los individuos encontrados en el bosque de Transición, mientras que en los demás bosques su aporte fue muy bajo. Por su parte, Bromeliaceae, con díez especies aportó el 7,6% de los individuos en el bosque de Rebalse y con sólo cuatro especies contribuyó con el 11,5% de los individuos en el Varillar (Tabla 5, Anexo 2).

Similitud florística entre los bosques. Del total de las especies epífitas encontradas, 117 de ellas (63,2%) estuvieron sólo en un bosque, mientras que 68 (36,8%) se presentaron en dos o más bosques. Solamente cinco especies se encontraron en los cuatro bosques, el helecho *Microgramma baldwinii* (Polipodiaceae) y las orquídeas *Octomeria erosilabia*, *Octomeria surinamensis*, *Scaphyglottis amethystina* y *Trichosalpinx orbicularis* (Anexo 1).

Según los coeficientes de similitud de Jaccard y Sorensen (Tabla 6), los bosques que mostraron la mayor similitud florística fueron los de

Tabla 6. Índices de similitud cualitativos de Jaccard y Sorensen para cuatro bosques del sector suroriental de la Serranía de Chiribiquete.

Jaccard / Sorensen	Rebalse	Tierra Firme	Transición	Varillar
Rebalse		0,31	0,19	0,08
Tierra Firme	0,47		0,18	0,09
Transición	0,32	0,31		0,20
Varillar	0,15	0,16	0,33	

Rebalse y Tierra Firme. Así mismo, el análisis de agrupamiento utilizando el índice de Morisita mostró dos grupos, el primero formado por los bosques con mayor similitud (Rebalse y Tierra Firme) con un índice de 0.5 y un segundo grupo, formado por los bosques de Transición y Varillar, con un índice de 0.215. El diagrama de ordenación del DCA separó los bosques de Rebalse y Tierra Firme del bosque de Varillar, mientras que el de Transición ocupó una posición intermedia y no se separó claramente de los otros (Figura 1).

DISCUSIÓN

Diversidad florística. La alta riqueza de especies encontrada en grupos de pteridófitos y familias como Orchidaceae, Araceae y Bromeliaceae concuerda con la gran representación que estos grupos tienen en la composición total de epífitas vasculares. Teniendo en cuenta lo recopilado por Kress (1986), en este trabajo se registran seis nuevos géneros de angiospermas con representantes epífitos que corresponden a dos géneros de Bromeliaceae (*Pepinia* y *Werahuia*) y cuatro de Orchidaceae (*Acacallis, Adipe, Braemia* y *Koellensteinia*). Así mismo, según lo conocido para la región del Medio Caquetá (Sánchez 1997), se presentan 76 nuevos registros de especies correspondientes a 16 familias y 45 géneros (25 de los cuales se registran por primera vez para el Medio Caquetá).

Teniendo en cuenta el área muestreada, el número de especies y familias de epífitas encontradas en Puerto Abeja es el más grande que se ha registrado para cualquier sitio de la Amazonia, e incluso supera lo encontrado para otras localidades andinas (Tabla 7). Además, si se tiene en cuenta que el número de especies

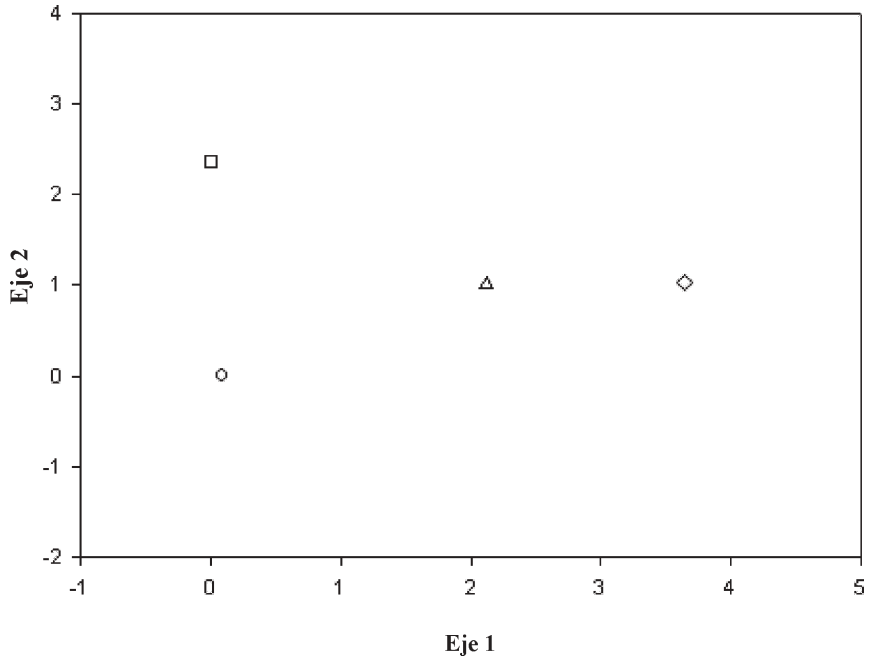

Figura 1. Análisis de Correspondencia Linearizado (DCA) para las epífitas vasculares encontradas en cuatro bosques de la región suroriental de Chiribiquete, basado en presencia/ausencia de las especies. Los valores propios (*eigenvalues*) de los ejes uno y dos explican el 63 y 47% de la variación total de los datos (○: Rebalse, □: Tierra Firme, △: Transición, ◇: Varillar).

epífitas tiende a incrementar gradualmente con el aumento del área muestreada (Nieder *et al.* 1999), el número encontrado en Puerto Abeja podría llegar a ser mayor. Por otra parte, el método de muestreo también fue un factor determinante para el alto número de especies encontradas, ya que cuando se accede directamente al dosel se pueden registrar muchas más especies epífitas que cuando se hacen las observaciones desde el suelo, como es frecuente en este tipo de estudios (Flores–Palacios & García–Franco 2001).

Al igual que en la mayoría de los estudios realizados en el neotrópico (Tabla 7), Orchidaceae fue la familia con mayor número de especies epífitas en Puerto Abeja. Sin embargo, a diferencia de lo registrado para los bosques andinos, en los bosques amazónicos de tierras bajas (Puerto Abeja, Chiribiquete, Cuyabeno y Surumoni), la familia Araceae contiene un número considerable de especies, llegando incluso a superar las Orchidaceae en algunas de esas localidades (Tabla 7).

Si bien la composición específica de epífitas vasculares fue diferente en cada uno de los cuatro bosques estudiados, las orquídeas y los pteridófitos siempre estuvieron entre los grupos mejor representados en todos los bosques, al igual que las familias Araceae y Bromeliaceae. Estos resultados concuerdan con estudios similares realizados en otros sitios de la Amazonia (Nieder *et* al. 2000, Vasco 2002) y del Neotrópico (Hartshorn & Hammel 1994, Ingram *et al.* 1996, Nieder *et al.* 1999, Freiberg & Freiberg 2000).

Diversidad y similitud entre los bosques. Las diferencias en riqueza y abundancia presentada entre los bosques estudiados pueden ser el resultado de las diferencias estructurales entre ellos y su estrecha relación con las variables microclimáticas propias de cada uno. En los bosques estudiados estas variables se refieren básicamente a la humedad y la intensidad lumínica, tal como se ha registrado en otros estudios similares (Todzia 1986, ter Steege 1989, Wolf 1994).

Se ha determinado que existe una mayor colonización de epífitas en localidades caracterizadas por ser húmedas y riparias (Annaselvam& Parthasarathy 2001, Leimbeck & Balslev 2001). El bosque de Rebalse, por su cercanía a una fuente de

Tabla 7. Diversidad de epífitas vasculares encontradas en algunos estudios realizados en el neotrópico.

Sitio de estudio (fuente)	Altitud (m)	Región	No. especies / No. familias	Tamaño muestreo (ha)	Orchidaceae (%)	Pteridófitas (%)	Araceae (%)	Otras familias (%)
La Selva, C. Rica (Hartshorn & Hammel 1994)*	30–200	Centroamérica	380 / >16	~1400	24	17	20	39
Monteverde 2, C. Rica (Ingram *et al.* 1996)	1500	Centroamérica	256 / 37	4	36	22	5	37
Sehuencas, Bolivia (Ibisch 1996)[a]	2100	Andes	204 / 17	0.08	57	21	1	21
Otonga, Ecuador (Nowicki 1998)[a]	2000	Andes	196 / 21	– –	25	22	18	35
La Carbonera, Venezuela (Barthlott *et al.* 2001)	2450	Andes	191 / 20	~0,7	50	30	4	16
Puerto Abeja, Colombia (este estudio)	**250–350**	**Amazonia**	**181 / 27**	**0,2**	**26**	**14**	**28**	**32**
Cuyabeno, Ecuador (Balslev *et al.* 1998)*	---	Amazonia	172 / 15	1	4	16	39	41
Río Guajalito, Ecuador (Rauer 1995)[a]	2000	Andes	166 / 18	– –	42	21	15	22
Chiribiquete, Colombia (Vasco 2002)	160	Amazonia	157 / 29	10 x 0,1	18	20	30	32
Cajanuma, Ecuador (Bogh 1992)	2900	Andes	138 / 33	0.0175	46	31	3	20
La Montaña, Venezuela (Kelly 1994)[a]*	2600	Andes	116 / 12		54	26	4	26
Monteverde 1, Costa Rica (Nadkarni 1985)*	1400	Centroamérica	109 / 26	~1400	22	27	6	45
Nuquí, Colombia (Galeano 1998)*	300	Chocó Biogeográfico	~101 / ?	300				
Hog House Hill, Jamaica (Kelly 1985)	465	Caribe	80 / 13	~180	25	44	6	25
Guatemala (Catling 1989)[a]	2225	Centroamérica	68 / 12		43	29	3	25
Surumoni, Venezuela (Nieder *et* al. 2000)	100	Amazonia	53 / 12	1,5	36	21	28	15
Veracruz, México (Heitz 1995)	2000	Centroamérica	39 / 12	– –	26	56	0	18
Puerto Rico (Smith 1970)[a]	480	Caribe	42 / 14		24	55	0	21

* Producto de inventario florístico

[a] Tomado de Nieder *et al.* 1999

humedad continua dada por la influencia permanente de río, podría estar facilitando una mayor colonización de epífitas en la mayoría de los estratos y durante todas las temporadas del año (lluviosa y seca). Estudios realizados en la estación de Puerto Abeja muestran que existe una mayor humedad relativa en el bosque de Rebalse con relación a los otros (von Hildebrand, comunicación personal). Por otra parte, se ha establecido que las epífitas disminuyen en número de especies y abundancia hacia los hábitats secos (Gentry & Dodson 1987), algo que se evidenció a escala local en los bosques de Puerto Abeja. El bosque de Varillar, el cual presentó la menor riqueza y abundancia de epífitas, también es el bosque menos húmedo. Además de estar ubicado sobre superficies rocosas, planas y bien drenadas en la cima de una meseta, su estructura menos compleja también facilita una mayor penetración de luz, reduciendo la humedad y restringiendo el establecimiento de las epífitas.

De otro lado, árboles más altos y de mayor envergadura proveen gradientes microambientales más amplios y por lo tanto se espera que alberguen mayor diversidad de epífitas(Bennet 1986). Los bosques de Rebalse, Tierra Firme y Transición son estructuralmente más complejos que el Varillar (Tabla 1), otra de las razones que puede explicar la menor diversidad encontrada en este último.

Aunque en los bosques de Rebalse y Tierra Firme se presentó una riqueza muy similar, se necesitaron muchos más individuos en el Rebalse para aproximarse al número de especies encontradas en Tierra Firme. Así, la diversidad expresada como especies/ individuos fue menor en el bosque de Rebalse que en el de Tierra Firme (Figura 2). Las curvas especies/individuos de cada bosque muestran que para estimar la diversidad, el área ideal de muestreo debe ser diferente en cada uno de ellos. Por

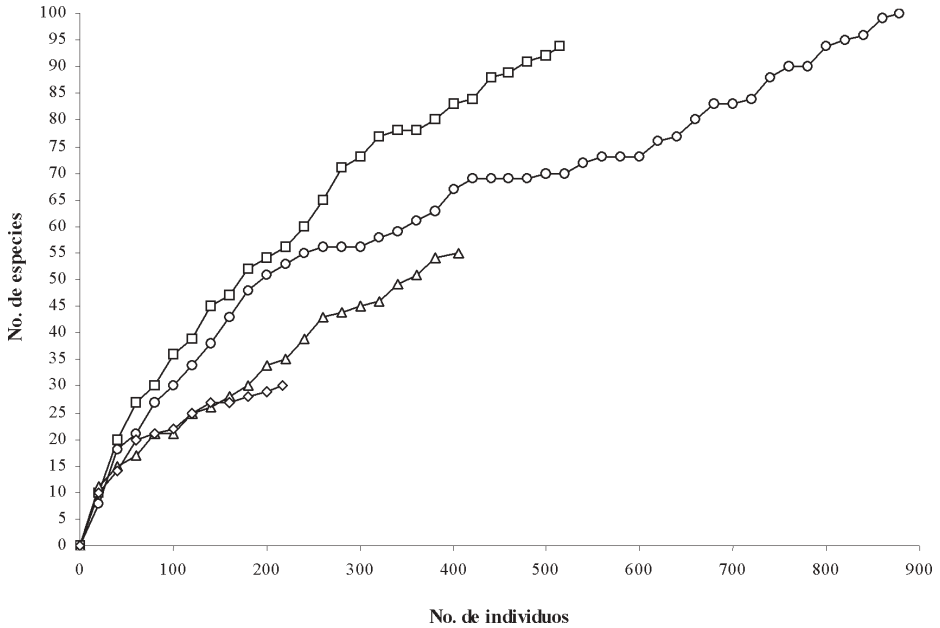

Figura 2. Número de especies epífitas vs. individuos encontrados en cuatro bosques de la región suroriental de Chiribiquete. Los puntos de las curvas corresponden al orden de muestreo de los forofitos en cada bosque (□: Tierra Firme, ○: Rebalse, △: Transición, ◇: Varillar).

ejemplo, la pendiente de la curva es mayor en el bosque de Tierra Firme que en el de Rebalse por lo que para estimar la riqueza se necesitaría una mayor área de muestreo en el bosque de Tierra Firme.

Los índices de diversidad calculados (Simpson, Shannon-Wiener y ± Fisher) muestran resultados muy similares para los cuatro bosques. Sin embargo, si se tiene en cuenta que los índices de Shannon-Wiener y ± Fisher son los que mejor capturan las tasas de diversidad en muestras pequeñas (Condit et al. 1996), es claro que los bosques más diversos fueron los bosques de Rebalse y Tierra Firme, aunque no se distingue con certeza cuál de los dos es más diverso.

Las medidas de similitud empleadas y el análisis de agrupamiento (UPGMA) mostraron que los bosques de Rebalse y Tierra Firme son los más similares, aunque los coeficientes obtenidos no fueron altos (Jacacard = 0,29/1, Sorensen = 0,45/1, Morisita-Horn = 0,49/1). El análisis de correspondencia linearizado (DCA) concuerda con los resultados obtenidos por la Fundación Puerto Rastrojo para la cuenca de Puerto Abeja. Sus análisis de ordenación basados en el componente arbóreo con DAP $\geq$ 10 cm, agrupan a los bosques de Rebalse y Tierra Firme y los diferencian del Varillar, ubicando al de Transición entre estos dos grupos (Phillips & von Hildebrand, ined.).

Este primer acercamiento a la epífitas vasculares de cuatro bosques de la región suroriental de Chiribiquete arroja datos nuevos sobre la riqueza de esta inexplorada región y la diversidad de epífitas vasculares de la Amazonia noroccidental. Este tipo de estudios son necesarios para entender la dinámica y el papel que juegan estas formas de vida en el funcionamiento de los bosques.

AGRADECIMIENTOS

A las universidades Nacional de Colombia y de Los Andes por facilitar el desarrollo de esta investigación en todas sus fases. A la Fundación Puerto Rastrojo, especialmente a su Director Patricio von Hildebrand y Juan F. Philips, por la financiación de la fase de campo y el apoyo logístico ofrecido. Al Herbario Amazónico Colombiano (COAH) del Instituto SINCHI, especialmente a su Director Dairon Cárdenas, por facilitar el uso del herbario. A Santiago Madriñán (Laboratorio de Botánica y Sistemática de la Universidad de Los Andes) por su interés y apoyo permanente durante el desarrollo del trabajo. Al cacique de Puerto Abeja Silverio García "Meche" y Alfredo Andoque "Cuña" por su colaboración, ayuda en el trabajo de campo y transmisión de sus saberes y conocimientos tradicionales. A Adriana Sánchez y Alejandra Vasco por la lectura crítica del manuscrito. A Germán Mejía, Alejandra Vega, Diego Melgarejo y Javier Cajiao por su compañía en el campo. Por último, a los botánicos que ayudaron a determinar y/o confirmar los especímenes, así, Ricardo Callejas (Piperaceae), Zaleth Cordero (Marcgraviaceae, Melastomataceae), Thomas Croat (Araceae), Ivan A. Gil (Cecropiaceae, Moraceae), Eduardo Concalves (Araceae), Carolina Polanía (Pteridophyta), Francisco J. Roldán (Loranthaceae *s.l.*), Nelson Salinas (Ericaceae) y Jorge Sarmiento (Orchidaceae).

LITERATURA CITADA

ANNASELVAM, J. & N. PARTHASARATHY. 2001. Diversity and distribution of herbaceous vascular epiphytes in a tropical evergreen forest at Varagalaiar, Western Ghats, India. Biodiversity and Conservation 10: 317–329.

BALSLEV, H., R. VALENCIA, G. PAZ Y MIÑO, H. CHRISTENSEN & I. NIELSEN. 1998. Species count of vascular plants in one hectare of

humid lowland forest in Amazonian Ecuador. Pp. 585–594 *en* F. Dallmeier and J.A. Comiskey, eds. Forest Biodiversity in North, Central and South America, and Caribbean: Research and Monitoring. CRC Press-Parthenon Publishers, París.

BARTHLOTT, W., V. SCHMIT-NEUERBURG, J. NIEDER & S. ENGWALD. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: acomparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. Plant Ecology 152: 145–156.

BENNET, B.C. 1986. Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes. Selbyana 9: 70–75.

BENZING, D.H. 1990. Vascular Epiphytes. Cambridge University Press, Cambridge.

BENZING, D.H. 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. Selbyana 16 (2): 159–168.

BERRY, P.E., O. HUBBER & B.K. HOLST. 1995. Floristic analysis and phytogography. Pp. 161–191 *en* J.A. Steyermark, P.E. Berry and B.K. Holst, eds. Flora of the Venezuelan Guayana. Missouri Botanical Garden. Timber Press, Inc., Oregon.

BØGH, A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. Selbyana 13: 25–34.

CALLAWAY, R.M., K.O. REINHART, G.W. MOORE, D.J. MOORE & S.C. PENNINGS. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. Oecologia 132: 221–230.

CONDIT, R., S.P. HUBBELL, J.V. LAFRANKIE, R. SUKUMAR, N. MANOKARAN, R.B. FOSTER & P.S. ASHTON. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. Journal of Ecology 84:549–562.

CORTÉS-B., P. & P. FRANCO-R. 1997. Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete, Colombia. Caldasia 19(3): 465–478.

CORTÉS-B., P. FRANCO-R. & J.O. RANGEL. 1998. La flora vascular de la Sierra de Chiribiquete, Colombia. Caldasia 20(2): 101–144.

CRONQUIST A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, Nueva York.

ESTRADA, J. & J. FUERTES. 1993. Estudios botánicos en la Guayana Colombiana, IV. Notas sobre la vegetación y la flora de la Sierra de Chiribiquete. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 18 (71): 483–498.

FISHER, R.A., A.S. CORBERT & C.B. WILLIAMS. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. Journal of Ecology 12:42–58.

FLORES-PALACIOS, A. & J.G. GARCÍA-FRANCO. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. Selbyana 22(2): 181–191.

FREIBERG, M. 1996. Sapatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. Biotropica 28(3): 345–355.

FREIBERG, M. & E. FREIBERG. 2000. Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forests in Ecuador. Journal of Tropical Ecology 16:673–688.

GALEANO, G., S. SUÁREZ & H. BALSLEV. 1998. Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the Pacific coast of Colombia. Biodiversity and Conservation 7: 1563–1575.

GENTRY, A.H., & C. H. DODSON. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Annals of the Missouri Botanical Garden 74: 205–233.

HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T., & P. D. RYAN. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

HARTSHORN, G.S. & HAMMEL B.E. 1994. Vegetation types and floristic patterns. Pp. 73–89 *en* L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide and G.S. Hartshorn, eds. La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest. University of Chicago Press, Chicago.

HEITZ, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in Mexican humid montane forest. Journal of Tropical Ecology 85: 767–775.

HILL, M.O. 1979. DECORANA – a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University, Ithaca.

INGRAM, S.W., K. FERRELL-INGRAM & N.M. NADKARNI. 1996. Floristic composition of vascular epiphytes in a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. Selbyana 17: 88–103.

ISAZA, C., J. BETANCUR & J.V. ESTÉVEZ-VARÓN. 2004. Vertical distribution of bromeliads in a montane forest in the Eastern Cordillera of the Colombian Andes. Selbyana 25 (1): 126-137.

KELLY, D.L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. Journal Biogeography 12: 223–241.

KERNAN, C. & N. FOWLER. 1995. Differential substrate use by the epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. Journal of Ecology 83: 65–73.

KREBS, C.J. 1998. Ecological Methodology. Benjamin/Cummings. Menlo Park (Calif.).

KRESS, W.J. 1986. The systematic distrubution of vascular epiphytes: an update. Selbyana 9: 2–22.

LEIMBECK, R.M. & H. BALSLEV. 2001. Species richness and abundance of epiphytic Araceae on adjacent floodplain and upland forest in Amazonian Ecuador. Biodiversity and Conservation 10: 1579–1593.

MOFFET, M.W. 2000. What's "up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. Biotropica 32: 569–596.

MORI, S. & B. BOOM. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in eastern Brazilian forest. Biotropica 15(1): 68–70.

MUELLER-DOMBOIS, D. & H ELLENBERG. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York.

NADKARNI, N.M. 1985. An ecological overview and checklist of vascular epiphytes in the Monteverde cloud forest reserve, Costa Rica. Brenesia 24: 55–62.

NIEDER, J., S. ENGWALD & W. BARTHLOTT. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. Selbyana 20(1): 66–75.

NIEDER, J., S. ENGWALD, M. KLAWUN & W. BARTHLOTT. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphyetes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni crane plot) of southern Venezuela. Biotropica 32(3): 385–396.

NIEDER, J., J. PROSPERÍ & G. MICHALOUD. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. Plant Ecology 153: 51–63.

PEÑUELA, M.C. & P. VON HILDEBRAND. 1999. Parque Nacional Natural Chiribiquete. Fundación Puerto Rastrojo. Instituto San Pablo Apóstol, Bogotá.

RANGEL, J.O., P. FRANCO & J. BETANCUR. 1995. La Serranía de Chiribiquete: un mosaico botánico para la ciencia. Revista del Sistema de Parques Nacionales de Colombia (1) 1: 7–10.

RICHARDS, P.W. 1996. The Tropical Rain Forest: an ecological study. Cambridge University Press, Cambridge.

SÁNCHEZ, M. 1997. Catálogo preliminar comentado de la flora del Medio Caquetá. Serie Estudios en la Amazonia colombiana, Tomo XII. Tropenbos Colombia.

SERNA-I., R.A. 1994. Distribución vertical de epífitas vasculares en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drymis granadensis* en la región de Monserrate, Cundinamarca, Colombia. Pp. 521–543 *en* L.E. Mora-Osejo y H. Sturn,

eds. Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino Cordillera Oriental de Colombia. Tomo II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras No. 6.

SMITH, A.R. 1995. Introduction to the Pteridophytes. Pp. 1–3 *en* J.A. Steyermark, P.E. Berry and K. Holst, eds. Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 2. Missouri Botanical Garden, Timber Press, Portland.

SUGDEN, A.M. & R.J. ROBINS. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests, I. The distribution of the epiphytic flora. Biotropica 11(3): 173–188.

TER BRAAK C.J.K. & P. SMILAUER. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for windows: software for Canonical Community Ordination version 4. Microcomputer Power, Ithaca.

TER STEEGE, H. & J.H.C. CORNELISSEN. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. Biotropica 21(4): 331–339.

TODZIA, C. 1986. Grwoth habits, host tree species and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island,Panama. Biotropica 18(1): 22–27.

VANDUNNÉ, H.J.F. 2001. Establishment and development of epiphytes in secondary neotropical forests. Dissertation, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.

VASCO, A. 2002. Composición florística y distribución de epífitas vasculares en el parque nacional natural Chiribiquete, Amazonia colombiana. Tesis de pregrado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. Medellín.

WOLF, J.H.D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. Vegetatio 112: 15–28.

WOLF, J.H.D. 1995. Non-vascular epiphyte diversity patterns in the canopy of an upper montane rain forest (2550–3670 m), central cordillera, Colombia. Selbyana 16(2): 185–195.

ZOTZ, G. & B. VOLLRATH. 2003. The epiphyte vegetation of the palm Socratea exorrhiza – correlation with tree size, tree age and bryophyte cover. Journal of Tropical Ecology 19:81–90.

Recibido: 20/04/2004
Aceptado: 07/10/2004

ANEXO 1. Lista de especies y familias de epífitas vasculares encontradas en cuatro bosques de la cuenca de Puerto Abeja, región suroriental del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Guayana colombiana. (Tipos de bosque: **R** = Rebalse, **TF** = Tierra Firme, **Tr** = Transición, **V** = Varillar. Hábito de crecimiento: e = holepífita, h = hemiepífita, ep = epífita hemiparásita, (a) = epífita accidental. No. col.: número de colección correspondiente a la serie de numeración de Rafael Arévalo).

No. col.	Familia / especie	Hábito	Densidad relativa (%)			
			R	TF	Tr	V
	ARACEAE					
212	*Anthurium clavigerum* Poepp. & Endl.	e	0,11			
304	*Anthurium ernestii* Engl.	e		1,55		
131	*Anthurium gracile* (Rudge) Schott	e	0,57			
289	*Anthurium kunthii* Poepp. & Endl.	h		0,19		
174	*Anthurium polydactylum* Madison	h	0,46			
191	*Anthurium* cf. *sinnuatum* Benth. ex Schott	h	0,11			
89	*Anthurium trinerve* Miq.	e	6,48	0,58	0,25	
189	*Anthurium uleanum* Engl.	e	0,80			

Continuación Anexo1.

No. col.	Familia / especie	Hábito	Densidad relativa (%)			
			R	TF	Tr	V
	ARACEAE					
31	*Anthurium vaupesianum* Croat	e	0,80			
173	*Anthurium* sp. (sect. *Dactylophyllum*)	h	1,14			
177	*Heteropsis flexuosa* (Kunth) G.S. Bunting	h	1,82	4,66		
354	*Heteropsis oblongifolia* Kunth	e			1,98	
93	*Heteropsis* aff. *spruceana* Schott	e	0,11			
203	*Heteropsis steyermarkii* G.S. Bunting	h	0,11	0,19		
180	*Heteropsis* sp. 1	h	0,23			
122	*Heteropsis* sp. 2	h	0,91			
292	*Heteropsis* sp. nov.	h		0,58		
300	*Monstera obliqua* Miq.	e	0,57	0,19		
220	*Monstera* sp.	h		4,85		
116	*Philodendron applanatum* G.M. Barrosa	e	0,34	0,39		
303	*Philodendron* cf. *chinchamayense* Engl.	h		0,39		
202	*Philodendron elaphoglossoides* Schott	h	0,46	0,78		
328	*Philodendron fragrantissimum* (Hook.) G. Don	e, h	0,23	0,78		
115	*Philodendron* cf. *heterophyllum* Poepp.	h	0,11			
299	*Philodendron humile* Goncalves	h		0,19		
181	*Philodendron hylaeae* G.S. Bunting	h	0,57	0,58		
416	*Philodendron insigne* Schott	e	2,05	0,58	1,23	
302	*Philodendron* cf. *leucanthum* Krause	h		0,19		
194	*Philodendron linnaei* Kunth	e, h	3,07	5,44	1,23	
130	*Philodendron megalophyllum* Schott	e, h	0,91	0,58		
118	*Philodendron* cf. *panduriforme* Schott	e, h	0,34			
80	*Philodendron* cf. *pulchrum* G.M. Barroso	e	1,14			
297	*Philodendron* cf. *surinamense* (Miq. ex Schott) Engl.	h		0,39		
371	*Philodendron* cf. *venezuelens*e G.S. Bunting	e, h			1,73	
366	*Philodendron solimoesense* A.C. Smith	h			0,49	
255	*Philodendron steyermarkii* G.S. Bunting	e, h	0,23	0,39		
327	*Philodendron wittianum* Engl.	h		0,58		
231	*Philodendron* sp.1	e, h	0,23	1,36		
234	*Philodendron* sp.2	h		2,91		
324	*Philodendron* sp. 3	h	1,14	0,19		
337	*Philodendron* sp. 4 (subg. *Pteromischum*)	h		0,58		
230	*Philodendron* sp. 5, aff. *P. elaphoglossoides* Schott	h		0,39		
64	*Philodendron* sp. 6, aff. *P. megalophyllum* Schott	e	0,23			
307	*Philodendron* sp. nov. 1	h		0,58		
337	*Philodendron* sp. nov. 2 (subg. *Philodendron*)	e, h	3,19	1,94		
288	*Rhodospatha* cf. *mucuntachia* Croat	h	2,28	4,08		
298	*Rhodospatha oblongata* Poepp.	e, h		0,78		
114	*Stenospermation* aff. *angustifolium* Hemsl.	h	1,14	0,58		
148	*Stenospermation* cf. *maguirei* A.M.E. Jonker & Jonker	e, h	0,46			
335	*Stenospermation multiovulatum* (Engl.) N. E. Brown	e		0,78		
159	*Stenospermation* aff. *spruceana* Schott	e	3,07			
336	*Syngonium yurimaguense* Engl.	h		0,78		

Continuación Anexo1.

No. col.	Familia / especie	Hábito	Densidad relativa (%)			
			R	TF	Tr	V
	ASPLENIACEAE					
253	*Asplenium serratum* L.	e	1,02	0,19		
	BROMELIACEAE					
179	*Aechmea contracta* (Mart. ex Schult. f.) Mez	e	0,34			
100	*Aechmea corymbosa* (Mart. ex Schult. f.) Mez	e	0,34			
412	*Aechmea chantini* (Carriére) Baker	e				0,46
164	*Aechmea mertensii* (Meyer) Schult. f. in Roemer & Schultes	e	0,23			
145	*Aechmea tillandsioides* (Mart. ex Schult. f.) Baker	e	0,11			
208	*Araeococcus flagellifolius* Harms	e	0,34	0,39		
109	*Guzmania brasiliensis* Ule	e	5,12			
139	*Noeregelia myrmecophila* (Ule) L.B. Sm.	e	0,57			
155	*Pepinia caricifolia* (Mart. ex Schult. f.) Varadarajan & Gilmartin	e	0,23			
151	*Streptocalyx longifolius* (Rudge) Baker	e	0,23			
403	*Tillandsia adpressifolia* Mez	e				3,23
410	*Tillandsia paraensis* Mez	e				5,07
404	*Vriesea chrysostachys* E. Morren	e			0,25	2,76
207	*Werahuia gladioliflora* (H. Focke) C.V. Morton	e	0,11			
	CACTACEAE					
77	*Epiphyllum phyllantus* (L.) Haw.	e	0,68			
	CECROPIACEAE					
258	*Coussapoa parvifolia* Standl.	h	0,11	0,39		
238	*Coussapoa* sp. 1	h		0,19		
172	*Coussapoa* sp. 2	h	0,11			
	CLUSIACEAE					
96	*Clusia amazonica* Planch. & Triana	e, h	3,64		0,74	
374	*Clusia columnaris* Engl.	e, h	0,23		0,74	
373	*Clusia* cf. *grammadenioides* Pipoly	e, h	0,11	0,78	0,49	
360	*Clusia hammeliana* Pipoly	h			0,74	
343	*Clusia insignis* Mart.	h		0,19		
232	*Clusia microstemon* Planch. & Triana	h		0,39		
391	*Clusia obovata* (Spruce ex Planch. & Triana) Pipoly	e				0,92
372	*Clusia* cf. *penduliflora* Engl.	h			0,25	
74	*Clusia* cf. *spathulaefolia* Engl.	e	0,57	0,39		
111	*Clusia* sp. 1	e, h	1,59			
326	*Clusia* sp. 2	e, h	0,91	0,58		
329	*Clusia* sp. 3	e, h	1,25	0,78	0,49	
71	*Clusia* sp. 4	e, h	1,37	0,39		
389	*Clusia* sp. 5	h			0,25	
	CYCLANTHACEAE					
286	*Asplundia* cf. *rhodea* Harling	e		0,58		
73	*Ludovia lancifolia* Brongn.	e	2,62	0,78	0,25	
	DRYOPTERIDACEAE					
364	*Arachniodes* cf. *macrostegia* (Hook.) R.M.	e			1,48	

Continuación Anexo1.

No. col.	Familia / especie	Hábito	Densidad relativa (%)			
			R	TF	Tr	V
	DRYOPTERIDACEAE					
351	*Elaphoglossum discolor* (Kuhn) C. Christ.	e			5,93	
345	*Elaphoglossum glabellum* J. Sm.	e			21,98	2,30
27	*Elaphoglossum* cf. *luridum* (Fée) H. Christ	e	5,12	1,94		
248	*Elaphoglossum* cf. *obovatum* Mickel	e		6,60	1,48	1,84
42	*Elaphoglossum styriacum* Mickel	e	4,66	3,11		
28	*Elaphoglossum tantalinum* Mickel	e	2,73	3,69	7,90	
250	*Oleandra pilosa* Hook.	e		0,39		
282	*Olfersia* aff. *cervina* (L.) Kze.	e, h		0,58		
	ERICACEAE					
359	*Satyria panurensis* (Benth. ex Meisn.) Benth. & Hooker ex Nied	e, h	0,23		2,47	
	GESNERIACEAE					
310	*Codonanthe* cf. *calcarata* (Miq.) Hanst.	e		0,58		
55	*Codonanthe crassifolia* (H. Focke) C.V. Morton	e	4,10	2,14	1,98	
323	*Codonanthopsis* cf. *dissimulata* (H.E. Moore) Wiehler	e		0,39		
65	*Paradrymonia ciliosa* (Mart.) Wiehler	e	2,28	0,58		
	GRAMMITIDACEAE					
402	*Cochlidium furcatum* (Hook. & Grev.) C. Chr.	e			0,25	2,30
21	*Cochlidium linearifolium* (Desv.) Maxon	e	0,91	0,19		0,46
334	*Micropolypodium taenifolium* (Jenman) A.R. Smith	e		0,39		
	HYMENOPHYLLACEAE					
365	*Hymenophyllum hirsutum* (L.) Sw.	e			0,99	
295	*Trichomanes ankersii* Parker	e		0,19		
350	*Trichomanes bicorne* Hook.	e			5,43	
156	*Trichomanes cristatum* Kauf	e	0,11		5,68	0,46
344	*Trichomanes vandenboschii* Windisch	e		0,19	0,49	
	LORANTHACEAE					
161	*Oryctanthus alveolatus* (H.B.K.) Kuijt	e	0,11			
386	*Oryctanthus florulentus* (Rich.) Tiegh.	ep			0,25	
390	*Phthirusa stelis* (L.) Kuijt	ep				8,76
	MARANTACEAE					
370	*Ischnosiphon gracilis* (Rudge) Körn	e (a)			0,25	
	MARCGRAVIACEAE					
205	*Marcgravia longifolia* J.F. Macbr.	h	0,23			
	MELASTOMATACEAE					
119	*Salpinga secunda* Schr. & Mart. ex. DC.	h	0,34			
	METAXYACEAE					
294	*Metaxya rostrata* (H.B.K.) Prest.	h		0,19		
	MORACEAE					
150	*Ficus guianensis* Desv. s.l.	e	0,11	0,19		
	ORCHIDACEAE					
170	*Acacallis cyanea* Lindl.	e	0,23			
338	*Adipe longicornis* (Lindl.) M. Wolff	e		0,78	6,42	
120	*Batemania colleyi* Lindl.	e	1,48			
197	*Bifrenaria rudolfii* (Hoehne) Carnevali & Romero	e	0,11			0,46

Continuación Anexo1.

No. col.	Familia / especie	Hábito	Densidad relativa (%)			
			R	TF	Tr	V
	ORCHIDACEAE					
347	*Braemia vittata* (Lindl.) Jenny	e			0,74	
363	*Bulbophyllum* sp.	e			0,74	
311	*Catasetum discolor* (Lindl.) Schltr.	e		0,19	0,25	0,92
306	*Dichaea trulla* Rchb. F.	e	0,11	0,19		
210	*Encyclia aspera* Lindl.	e			2,22	26,27
91	*Epidendrum magnicallosum* C. Schweinf.	e	0,34		0,25	
201	*Epidendrum microphyllum* Lindl.	e	0,23			
236	*Epidendrum myrmecophorum* Barb. Rodr.	e		0,19		
395	*Epidendrum nocturnum* Jacq.	e	0,11		0,25	7,37
135	*Koellensteinia graminea* (Lindl.) Rchb. f.	e	0,34			
162	*Maxillaria amazonica* Schltr.	e	0,46	3,11		0,46
215	*Maxillaria camaridii* Rchb. f.	e	0,11			
340	*Maxillaria crassifolia* (Lindl.) Rchb. f.	e	0,91	6,21		
218	*Maxillaria discolor* (Lodd.) Rchb. f.	e	0,57	0,19	0,25	
325	*Maxillaria parkeri* Hook.	e	0,34	0,39	0,25	
398	*Maxillaria parviflora* (R. & P.) Garay	e				0,46
384	*Maxillaria tarumaensis* Hoehne	e				4,15
362	*Maxillaria tenuis* Schweinf.	e	2,05		0,49	
213	*Maxillaria uncata* Lindl.	e	0,46	0,19		
228	*Maxillaria xylobiiflora* Schltr.	e		0,19		
263	*Maxillaria* sp. 1	e		0,19	0,49	
244	*Maxillaria* sp. 2	e		0,19		
240	*Octomeria amazonica* Pabst.	e		0,58	1,98	0,46
262	*Octomeria brevifolia* Cogn.	e		0,39	0,25	
356	*Octomeria deltoglossa* Garay	e				0,46
332	*Octomeria erosilabia* Schweinf.	e	1,59	2,33	0,25	1,84
367	*Octomeria grandiflora* Lindl.	e			0,25	
163	*Octomeria minor* Schweinf.	e	0,57	0,58		
90	*Octomeria surinamensis* Focke	e	2,39	3,11	4,94	0,92
401	*Octomeria taracuana* Schltr.	e				1,38
305	*Octomeria* sp. 1	e		0,78		
321	*Octomeria* sp. 2	e		0,19		
382	Octomeria sp. 3	e			0,99	
394	*Ornithocephalus* cf. *bicornis* Lindl.	e				0,92
217	*Pleurothallis picta* Lindl.	e	0,11		0,25	
239	*Pleurothallis* sp. 1	e		0,19		
136	*Pleurothallis* sp. 2	e	0,57			
198	*Prostechea vespa* (Vell.) W.E. Higgins	e	0,11			
88	*Scaphyglottis amethystina* (Rchb. f.) Schltr.	e	2,05	3,30	4,44	22,12
214	*Scaphyglottis sickii* Pabst.	e	0,23			
346	*Sobralia violacea* Linden ex Lindl.	e			0,25	
92	*Trichosalpinx orbicularis* (Ldl.) Luer	e	0,11	0,58	1,98	0,46
87	*Trigonidium acuminatum* Bateman	e	0,11			
	Indet sp. 1					

Continuación Anexo1.

No. col.	Familia / especie	Hábito	Densidad relativa (%)			
			R	TF	Tr	V
	ORCHIDACEAE					
	Indet sp. 2					
	PIPERACEAE					
128	*Peperomia angustata* Kunth	h	0,34			
178	*Peperomia cardenasii* Trel.	e	0,46			
309	*Peperomia rotundifolia* (L.) Kunth	e		0,97		
287	*Piper vitaceum* Yunck.	h		0,19		
	POLYPODIACEAE					
141	*Microgramma baldwinii* Brade	e	2,84	4,47	2,47	0,46
284	*Microgramma megalophylla* (Desv.) de la Sota	e	2,05	0,78		
192	*Polypodium bombycinum* Maxon	e	0,11		0,25	
333	*Polypodium triseriale* Sw.	e		0,58		
	RUBIACEAE					
204	*Hillia* sp.	e	0,11		0,25	
	SOLANACEAE					
117	*Markea longiflora* Miers	e	0,23			
322	*Markea* cf. *pavonii* (Miers) D'Arcy	e		0,39		
	TEPUINTHACEAE					
	Tepuianthus colombianus Maguire & Steyerm.	e (a)				0,46
	VISCACEAE					
358	*Phoradendron crassifolium* (Pohl ex DC.) Eichler	ep			1,23	
408	*Phoradendron racemosum* (Aubl.) Krug & Urb.	ep				1,38
	VITTARIACEAE					
296	*Hecistopteris pumila* (Spreng.) J. Sm.	e		0,39	0,25	
251	*Polytaenium guayanense* (Hieron.) Alston	e		0,19		
	Indeterminada					
222	Indeterminada	h		1,17		

Anexo 2. Lista de las familias de epífitas vasculares encontradas en cuatro bosques de la cuenca de Puerto Abeja, región suroriental del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete, Guayana colombiana. (Tipos de bosque: **R** = Rebalse, **TF**=Tierra Firme, **Tr** = Transición, **V** = Varillar; **VIF** = Valor de Importancia Familiar).

Familias	Densidad relativa (%)				Diversidad relativa (%)				VIF			
	R	TF	Tr	V	R	TF	Tr	V	R	TF	Tr	V
Araceae	35,38	39,03	6,91	---	33,00	35,11	10,91	---	68,38	74,14	17,82	---
Aspleniaceae	1,02	0,19	---	---	1,00	1,06	---	---	2,02	1,26	---	---
Bromeliaceae	7,62	0,39	0,25	11,5	10,00	1,06	1,82	13,79	17,62	1,45	2,07	25,31
Cactaceae	0,68	---	---	---	1,00	---	---	---	1,68	---	---	---
Cecropiaceae	0,23	0,58	---	---	2,00	2,13	---	---	2,23	2,71	---	---
Clusiaceae	9,67	3,50	3,7	0,92	8,00	7,45	12,73	3,45	17,67	10,94	16,43	4,37
Cyclanthaceae	2,62	1,36	0,25	---	1,00	2,13	1,82	---	3,62	3,49	2,07	---
Dryopteridaceae	12,51	16,31	38,8	4,15	3,00	6,38	9,09	6,90	15,51	22,69	47,86	11,04
Ericaceae	0,23	---	2,47	---	1,00	---	1,82	---	1,23	---	4,29	---
Gesneriaceae	6,37	3,69	1,98	---	2,00	4,26	1,82	---	8,37	7,94	3,79	---
Grammitidaceae	0,91	0,58	0,25	2,76	1,00	2,13	1,82	6,90	1,91	2,71	2,07	9,66
Hymenophyllaceae	0,11	0,39	12,6	0,46	1,00	2,13	7,27	3,45	1,11	2,52	19,87	3,91
Loranthaceae	0,11	---	0,25	8,76	1,00	---	1,82	3,45	1,11	---	2,07	12,20
Marantaceae	---	---	0,25	---	---	---	1,82	---	---	---	2,07	---
Marcgraviaceae	0,23	---	---	---	1,00	---	---	---	1,23	---	---	---
Melastomataceae	0,34	---	---	---	1,00	---	---	---	1,34	---	---	---
Metaxyaceae	---	0,19	---	---	---	1,06	---	---	---	1,26	---	---
Moraceae	0,11	0,19	---	---	1,00	1,06	---	---	1,11	1,26	---	---
Orchidaceae	15,70	24,27	27,9	69,1	25,00	23,40	38,18	51,72	40,70	47,68	66,08	120,8
Piperaceae	0,80	1,17	---	---	2,00	2,13	---	---	2,80	3,29	---	---
Polypodiaceae	5,01	5,83	2,72	0,46	3,00	3,19	3,64	3,45	8,01	9,02	6,35	3,91
Rubiaceae	0,11	---	0,25	---	1,00	---	1,82	---	1,11	---	2,07	---
Solanaceae	0,23	0,39	---	---	1,00	1,06	---	---	1,23	1,45	---	---
Tepuianthaceae	---	---	---	0,46	---	---	---	3,45	---	---	---	3,91
Viscaceae	---	---	1,23	1,38	---	---	1,82	3,45	---	---	3,05	4,83
Vittariaceae	---	0,58	0,25	---	---	2,13	1,82	---	---	2,71	2,07	---
Indeterminada	---	1,17	---	---	---	1,06	---	---	---	2,23	---	---
Totales	100	100	100	100	100	100	100	100	200	200	200	200